

# Données récentes sur la biologie des Poissons dans le delta central du Niger

par

J. DAGET

(Institut Français d'Afrique Noire, Laboratoire d'Hydrobiologie, Diarafabé, Soudan français)

Les fleuves à régime tropical soudanien sont des fleuves à crue annuelle régulière; ils sont caractérisés par une grande différence de débit entre l'unique saison des pluies et la saison sèche. Lorsqu'ils traversent des régions sans relief, ils débordent leur lit majeur et inondent des surfaces plus ou moins vastes. Un exemple typique est fourni par le Moyen Niger qui, sur le territoire du Soudan français, possède une zone d'inondation atteignant en certains endroits plus de 100 kilomètres de large. L'existence d'une région aussi étendue et qui, chaque année, se trouve totalement recouverte par la crue du fleuve alors qu'à l'étiage il n'y subsiste d'eau que dans certains fonds de cuvette, pose des problèmes d'ordre hydrobiologique tout à fait particuliers et sans analogues dans les pays tempérés.

Nous n'examinerons ici que ceux concernant les Poissons dans le secteur deltaïque et qui sont depuis quelques années l'objet de recherches suivies, entreprises sous l'égide de l'Institut Français d'Afrique Noire. Le secteur deltaïque, appelé aussi delta central, est situé entre 13°30' et 15°25' de latitude N., et entre 3°45' et 5°30' de longitude W.; il est limité au nord par une ligne de faibles hauteurs, au pied desquelles s'étendent le lac Débo et le lac de Koriéné; à l'est par les collines gréseuses du plateau dogon; à l'ouest par la savane broussailleuse sahélienne. Le Niger y reçoit l'un de ses affluents les plus importants, le Bani. Au maximum de la crue, la surface recouverte par les eaux est d'environ 17.000 km<sup>2</sup>, à peu de chose près compris dans les limites administratives des deux cercles de Macina et Mopti.

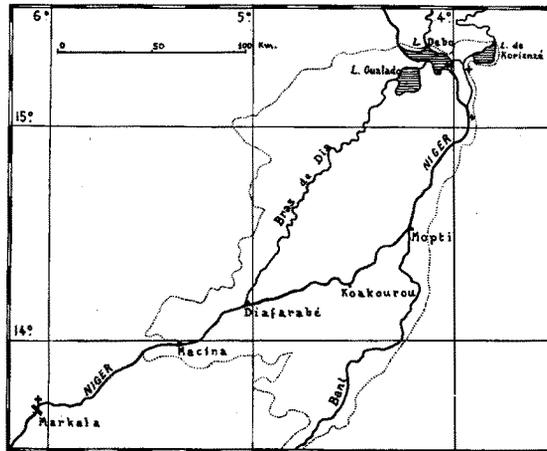


Fig. 1.

Le secteur deltaïque de la zone d'inondation du Moyen Niger. En pointillé, limite de la zone inondée; +, affleurements rocheux.

## 1. LE MILIEU

Dans le secteur deltaïque, pays amphibie par excellence, tous les phénomènes biologiques sont étroitement conditionnés par la crue du fleuve, aussi convient-il de commencer par préciser les modalités de celle-ci. Bien que les pluies locales puissent débuter en avril et durer jusqu'en novembre, plus de 90 % des précipitations sont réparties sur les quatre mois de juin, juillet, août et septembre, qui constituent ce que l'on peut appeler la saison des pluies. Le secteur deltaïque reçoit en moyenne un peu plus de 500 mm, mais le fleuve n'y bénéficie pratiquement d'aucun apport de ruissellement, aussi la notion de bassin versant y est-elle sans grande signification. Les premières pluies sont absorbées par la terre déshydratée durant la saison sèche, ou bien, là où le sol est imperméable, forment des flaques ou de petites mares qui s'évaporent assez rapidement au soleil. Par la suite, les pluies entrent, dans le bilan hydraulique, en déduction des pertes de débit fort importantes dues à l'évaporation et à l'infiltration. Mais on doit admettre que, dans la région considérée ici, la crue est uniquement due aux précipitations reçues par les bassins versants des cours supérieurs du Niger, du Bani et de leurs affluents.

A cause des pertes en eau et du retard à l'écoulement consécutif à l'emmagasinement dans le lit majeur et dans la zone d'inondation, le débit maximum va constamment en diminuant vers l'aval. Par contre, une grande partie des eaux ainsi emmagasinées fait progressivement

retour au fleuve durant la décrue, de sorte que les branches descendantes des courbes limnimétriques sont décalées, la période de hautes eaux augmentant de durée vers l'aval. Pour préciser davantage, considérons la crue à Mopti durant l'année 1952 qui semble avoir été moyenne. Le débit a varié de 115 m<sup>3</sup>/s le 1<sup>er</sup> juin, à 2909 m<sup>3</sup>/s du 18 au 20 novembre, soit dans la proportion de 1 à 25. A ces mêmes dates, la cote d'étiage et la cote maxima étaient respectivement de 280,27 m. et 286,58 m., ce qui donne une amplitude de crue de 6,31

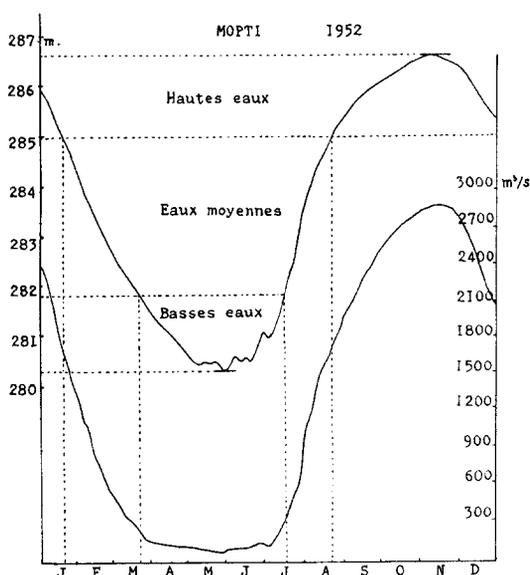


Fig. 2.

La crue à Mopti en 1952. En haut, cotes limnimétriques (chiffres à gauche); en bas, débits (chiffres à droite).

m. Si l'on appelle basses eaux les niveaux inférieurs à l'étiage augmenté du quart de l'amplitude, et hautes eaux les niveaux supérieurs à l'étiage augmenté des trois quarts de l'amplitude, la crue peut être schématisée de la façon suivante:

basses eaux	111 jours, du 25 mars au 13 juillet
eaux moyennes de crue	41 jours, du 14 juillet au 23 août
hautes eaux	150 jours, du 24 août au 20 janvier
eaux moyennes de décrue	64 jours, du 21 janvier au 24 mars

A Diafarabé, à l'entrée du secteur deltaïque et pour la même période, les basses eaux avaient duré 186 jours, les eaux moyennes de crue 40 jours, les hautes eaux 86 jours seulement et les eaux moyennes

de décrue 54 jours. Entre Diafarabé et Mopti, points situés par le fleuve à environ 120 kilomètres l'un de l'autre, les hautes eaux et les basses eaux ont donc des durées notablement différentes. A la sortie de la zone deltaïque, les différences par rapport à Mopti sont inverses de celles que l'on observe à Diafarabé, c'est à dire qu'au lac Débo les hautes eaux sont un peu plus longues et les basses eaux un peu plus courtes. En outre, les rives du fleuve étant surélevées par rapport à la zone inondable, et les eaux cheminant dans celle-ci par un lacs de bras et de „marigots”, la crue et la décrue sont d'autant plus tardives qu'il s'agit d'un point en communication moins directe avec le lit mineur. Mais les variations de niveau à l'intérieur de la zone d'inondation sont des fonctions trop complexes, et localement trop variables, de la crue du fleuve pour pouvoir être analysées de façon précise.

En aucun point du secteur deltaïque il n'existe d'eaux profondes. Dans le lit mineur du fleuve, il est rare de trouver à l'étiage des mouilles de plus de 5 mètres et les plus bas-fonds ne dépasseraient pas 10 mètres. Le lac Débo et ses annexes, le lac Ouallado et le lac de Koriéné, sont en réalité intermédiaires entre lacs et étangs; des premiers ils possèdent le nom et l'étendue d'eau libre de toute végétation, des seconds le fond plat et la faible profondeur. Dans ces conditions, courant et vents assurent un brassage de l'eau suffisant pour que l'on n'ait pas à tenir compte des phénomènes de stratification thermique. Naturellement, la température de l'eau présente des variations nyct-hémérales et des variations saisonnières qui suivent celles de la température de l'air, mais avec une amplitude très atténuée du fait de la grande capacité calorifique du milieu aqueux. A Diafarabé, en 1952, la moyenne des maxima, pris en surface et en eau courante, a varié de 30°5 en mai—juin à 22°1 en janvier; la moyenne des minima de 29°2 en juin—juillet à 20°6 en janvier. On retrouve sur la courbe de variation des moyennes mensuelles les deux maxima et les deux minima caractéristiques des climats soudanien et sahélien; mais de mai à octobre inclus, la température moyenne reste supérieure à 28°; nous verrons que cette période de l'année est celle où a lieu la reproduction et la croissance des poissons, à quelques exceptions près. Par contre, en décembre, janvier et février, la température moyenne reste inférieure à 22°5; il existe donc une période froide bien marquée et susceptible d'affecter la physiologie des poissons.

En eau stagnante et en l'absence de toute agitation, les couches superficielles se réchauffent et se refroidissent aux diverses heures de la journée, beaucoup plus rapidement que les couches profondes; l'absence de végétation ou au contraire la présence d'hélophytes qui protègent la surface à la fois de l'insolation, des courants d'air et de l'évaporation, influent également sur la température; mais celle-ci reste en moyenne voisine de celle des eaux courantes du fleuve. Ce-

pendant, en eau stagnante très peu profonde et sans végétation, en particulier sur la bordure des bancs de sable, on peut observer des températures extrêmes assez différentes. C'est ainsi que dans un endroit où se trouvaient des alevins de *Tilapia zilli*, nous avons noté 37° en mai à 14 h., et dans un autre où séjournèrent des alevins de *Barilius niloticus*, 16°1 en fin décembre à 7 h. 30. A Diafarabé même, nous avons conservé des *Barbus* de diverses espèces dans un aquarium de plein air où la température est descendue certains matins de janvier à 10°, mais nous ne pensons pas que, dans les conditions naturelles, les poissons aient à supporter des températures aussi rigoureuses à l'intérieur du secteur deltaïque.

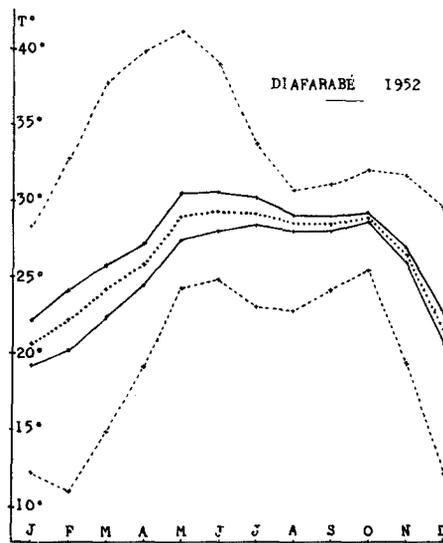


Fig. 3.

Températures à Diafarabé en 1952, moyennes mensuelles. En trait interrompu, températures maxima et minima de l'air. En trait plein, températures maxima et minima de l'eau courante. En pointillé, température moyenne de l'eau courante.

La transparence de l'eau n'est jamais grande dans le fleuve. Mesurée au disque de Secchi, elle n'exède pas 1 mètre aux basses eaux ni 0,50 m en période de crue. Cette turbidité est due beaucoup plus à la présence d'argile colloïdale que de sédiments ou de limons. Dans les mares d'eau de pluie et, en saison sèche, dans les mares de rétention dépourvues de végétation, la transparence est très faible: de 10 à 15 cm et dans certaines mares pas plus de 3 cm. Par contre, sur ces mêmes emplacements aux hautes eaux et lorsque la végétation est bien développée, le disque de Secchi peut être encore visible à plus de 2 mètres.

Au point de vue chimique, les eaux du fleuve, très peu minéralisées, sont sodi-calciques carbonatées et douées d'un faible pouvoir tampon. Il est intéressant de comparer les analyses de deux échantillons prélevés à Diafarabé le 14 juillet 1954, l'un dans le Niger et l'autre dans un puits creusé à quelques dizaines de mètres de la rive et alimenté par l'eau du fleuve. Les résultats sont les suivants:

		fleuve	puits
pH	sur le terrain	7,2	6,2
degré hydrotimétrique	„	0°5	2°5 à 3°
alcalinité $N \times 10^{-4}$	„	4	7
id.	au laboratoire	5	12
conductibilité électrique à 18°	„	31	101,4
Na <sup>+</sup> mg. par litre		3	8
Ca <sup>+</sup>	„	4	13,25
K <sup>+</sup>	„	1,9	2,8
Mg <sup>+</sup>	„	0	1,35
Cl <sup>-</sup>	„	1	3,75
SO <sup>4-</sup>	„	0	0

Les sulfates manquent totalement ou sont en quantité trop faible pour pouvoir être dosés, non seulement dans l'eau du fleuve, mais aussi dans la nappe phréatique. Les réserves en alcalins et alcalino-terreux sont minimales et l'on doit s'attendre à ce que la pauvreté en ces éléments ait une action limitative sur la productivité piscicole des eaux. Si le ruissellement sur la bassin versant du Haut Niger et de ses affluents dissout une certaine quantité de sels minéraux, ceux-ci se trouvent tellement dilués que leurs taux relatifs ne font que diminuer dans le secteur deltaïque au fur et à mesure de la montée de la crue. Le degré hydrotimétrique qui était, dans le fleuve, partout égal à 1 durant toute la période des basses eaux, devient pratiquement nul vers la fin août et ne remonte légèrement que vers la fin septembre. L'alcalinité varie exactement de la même façon: de  $7 N \times 10^{-4}$  aux basses eaux, elle descend à  $3,5 N \times 10^{-4}$ . On peut observer localement des phénomènes de „crue saline”, qui sont dus au lessivage de terrains restés longtemps asséchés et à la surface desquels se sont accumulés des déchets de toute sorte ou dans lesquels des remontées capillaires ont élevé la teneur superficielle en sels minéraux. C'est ainsi qu'à Diafarabé, le 16 juin 1954, dans l'eau qui traversait, pour la première fois de la saison, un vaste banc de sable, on put noter une montée brusque du degré hydrotimétrique de 1 à 2,5; mais le phénomène ne dura même pas vingt-quatre heures.

Les eaux non courantes sont en règle générale un peu plus riches que le fleuve aux mêmes dates. Dans la plaine inondée, aux hautes eaux, le degré hydrotimétrique varie de 1 à 2 et l'alcalinité de 3,5 à

4,75 N  $\times$  10<sup>-4</sup>. Dans les mares en saison sèche, les valeurs observées peuvent être plus élevées, ce qui est normal étant donné que ces milieux sont le siège d'une évaporation intense, entraînant une concentration progressive des substances dissoutes. Cependant, le degré hydrotimétrique ne dépasse pas 5, ni l'alcalinité 11,5 N  $\times$  10<sup>-4</sup>.

Dans le secteur deltaïque, les mesures de pH donnent des chiffres très variables et d'interprétation délicate. Les eaux du fleuve sont légèrement acides, ayant un pH compris entre 6 et 7, sauf durant la montée des eaux où le pH est voisin de 7,2. Localement et sous des influences diverses, on observe des valeurs différentes; c'est ainsi que près des rives où le courant n'assure pas un brassage efficace, la présence de débris végétaux abaisse le pH de 6,7 à 6,2; une pluie abondante le fait descendre de 7,2 à 6,4 et par contre, une „crue saline” le fait passer de 7,1 à 7,6. En eau stagnante, les variations sont encore plus accusées. Dans certaines mares le pH peut monter à 8. Expérimentalement, on a constaté que la seule présence de *Ceratophyllum demersum* faisait varier le pH de 7 à 7,8, suivant les heures de la journée et qu'une addition de bouse de vache le fait monter rapidement de 6,1 à 8,2. Dans des eaux aussi mal tamponnées, une mesure isolée de pH n'a pas grande signification; seules l'amplitude et le sens des variations pendant une assez longue période pourraient servir à caractériser un biotope donné.

## 2. LES POISSONS

La faune des Poissons du secteur deltaïque nous est maintenant bien connue; 112 espèces différentes y ont été capturées, dont nous donnons ci-dessous la liste.

(TC, très commune; C, commune; AC, assez commune; AR, assez rare; R, rare; TR, très rare; +, espèce ou sous-espèce existant dans la basse Gambie ou le Nil en territoire soudanais;  $\Delta$ , espèce représentée par une autre sous-espèce dans la Basse Gambie ou le Nil).

		Gambie	Nil
Protopterus annectens (OWEN)	C	+	
Polypterus senegalus senegalus (CUVIER)	TC	+	$\Delta$ ?
„ bichir lapradei (STEINDACHNER)	TC	+	$\Delta$
„ endlicheri endlicheri (HECKEL)	C		+
Heterotis niloticus (CUVIER)	C	+	+
Notopterus afer GÜNTHER	TR	+	
Cromeria nilotica occidentalis DAGET	R		$\Delta$
Microthrissa miri DAGET	AC		
Hyperopisus bebe occidentalis (GÜNTHER)	C	+	$\Delta$
Mormyrus rume CUVIER et VALENCIENNES	C	+	

		Gambie	Nil
Mormyrus hasselquisti CUVIER et VALENCIENNES	AC	+	+
„ macrophthalmus GÜNTHER	AR		
Mormyrops deliciosus (LEACH)	AR	+	
Gnathonemus senegalensis elongatus (PFAFF)	TC	Δ	
„ niger (GÜNTHER)	C	+	+
„ deboensis DAGET	TR		
Petrocephalus bane ansorgei (BOULENGER)	C		Δ
„ bovei (CUVIER et VALENCIENNES)	TC	Δ?	+
Marcusenius psittacus BOULENGER	AR		
„ harringtoni BOULENGER	AR		+
„ isidori (CUVIER et VALENCIENNES)	TC	+?	+
„ lhuysi (STEINDACHNER)	AR		
Gymnarchus niloticus (CUVIER)	C	+	+
Hepsetus odoe (BLOCH)	C	+	
Hydrocyon brevis GÜNTHER	TC	+	+
„ somonorum DAGET	AR		
„ forskali CUVIER	TC	+	+
„ lineatus BLEEKER	AR		+
Alestes dentex sethente (CUVIER et VALENCIENNES)	TC	+	Δ
„ baremoze (JOANNIS)	TC	+	+
„ macrolepidotus (CUVIER et VALENCIENNES)	C		+
„ nurse RÜPPELL	TC	+	+
„ leuciscus GÜNTHER	TC	+	
Micralestes acutidens (PETERS)	TC		+
Nannaethiops unitaeniatus GÜNTHER	R	+	+
Distichodus brevipinnis GÜNTHER	TC	+	+
„ rostratus GÜNTHER	C	+	+
„ engycephalus GÜNTHER	AR		+
Paradistichodus dimidiatus (PELLEGRIN)	R	+	
Nannocharax ansorgei BOULENGER	R	+	
Citharinus citharus (GEOFFROY SAINT-HILAIRE)	TC	+	+
„ latus MÜLLER et TROSCHEL	TC		+
„ distichodoides PELLEGRIN	AC		
Citharidium ansorgei BOULENGER	AC		
Labeo senegalensis CUVIER et VALENCIENNES	TC	+	
„ coubie RÜPPELL	C	+	+
Barbus occidentalis BOULENGER	C		
„ deserti PELLEGRIN	C	+	
„ lepidus PFAFF	TC		
„ weneri BOULENGER	TC		+
„ macinensis DAGET	TC		
„ gourmansis PELLEGRIN	AC		
„ leonensis BOULENGER	C	+	+
„ stigmatopygus BOULENGER	AC		+
Barilius niloticus (JOANNIS)	TC		+
„ senegalensis STEINDACHNER	C	+	
Chelaethiops elongatus brevianalis DAGET	TC		
Clarias anguillaris (LINNÉ)	TC		+
Heterobranchus bidorsalis GEOFFROY SAINT-HILAIRE	C		+
„ longifilis CUVIER et VALENCIENNES	R	+	+

		Gambie	Nil
Schilbe mystus (LINNÉ)	TC	+	+
Eutropius niloticus (RÜPPELL)	TC		+
Siluranodon auritus GEOFFROY SAINT-HILAIRE	C		+
Physailia pellucida BOULENGER	TR		+
Arius gigas BOULENGER	AR		
Bagrus bayad macropterus PFAFF	TC		△
„ docmac niger DAGET	AC		△
„ filamentosus PELLEGRIN	AR		
Chrysichthys auratus longifilis (PFAFF)	TC		△
„ nigrodigitatus (LACÉPÈDE)	TC	+	
„ furcatus GÜNTHER	R	+	
Clarotes laticeps (RÜPPELL)	TC		+
„ macrocephalus DAGET	AC		
Auchenoglanis biscutatus (GEOFFROY SAINT-HILAIRE)	C		+
„ occidentalis (CUVIER et VALENCIENNES)	TC	+	+
Synodontis batensoda RÜPPELL	TC	+	+
„ membranaceus (GEOFFROY SAINT-HILAIRE)	TC	+	+
„ budgetti BOULENGER	C		
„ resupinatus BOULENGER	AR		
„ clarias (LINNÉ)	TC	+	+
„ sorex GÜNTHER	AC		+
„ eupterus BOULENGER	AC		+
„ filamentosus BOULENGER	AR		+
„ violaceus PELLEGRIN	AR		
„ nigrita CUVIER et VALENCIENNES	C	+	+
„ vermiculatus DAGET	R		
Synodontis ocellifer BOULENGER	AR	+	
„ schall (BLOCH SCHNEIDER)	TC		+
„ courteti PELLEGRIN	R		
„ gobroni DAGET	R		
Mochocus niloticus JOANNIS	AR		+
Malopterurus electricus (GMELIN)	C	+	+
Aphyosemion walkeri (BOULENGER)	AC		
Epiplatys senegalensis (STEINDACHNER)	TC	+	
„ bifasciatus taeniatus (PFAFF)	C	+	△
Aplocheilichthys gambiensis SVENSSON	TC	+	
„ pfaffi DAGET	TC		
Hemichromis fasciatus PETERS	TC	+	+
„ bimaculatus GILL	C	+	+
Tylochromis jentinki sudanensis DAGET	AC	△	
Pelmatochromis guentheri (SAUVAGE)	TR		
Tilapia galilaea (ARTÉDI)	TC	+	+
„ nilotica (LINNÉ)	TC		+
„ monodi DAGET	C		
„ zilli (GERVAIS)	TC		+
„ melanopleura DUMÉRIL	AR	+	
Gobiocichla wonderi KANAZAWA	TR		
Lates niloticus (LINNÉ)	TC		+

		Gambie	Nil
<i>Ctenopoma petherici</i> GÜNTHER <sup>1)</sup>	C		+
<i>Eleotris nana chevalieri</i> (PELLEGRIN)	R		△
<i>Parophiocephalus obscurus</i> (GÜNTHER)	AC	+	+
<i>Tetrodon fahaka strigosus</i> (BENNETT)	C		△

Nous n'avons pas fait figurer dans la liste ci-dessus sept espèces qui ont été capturées à Markala, localité située un peu en amont du secteur deltaïque proprement dit. Ce sont les suivantes:

*Marcusenius petricolus* DAGET  
*Petrocephalus simus* SAUVAGE  
*Gnathonemus tamandua* (GÜNTHER)  
*Nannocharax fasciatus* GÜNTHER  
 „ *niloticus gracilis* DAGET  
*Garra waterloti* (PELLEGRIN)

Ces espèces paraissent normalement cantonnées sur les fonds rocheux ou dans les rapides; elles sont plus ou moins communes dans le Haut Niger, et il est à prévoir que des individus isolés seront signalés un jour ou l'autre à l'intérieur du secteur deltaïque tel qu'il a été délimité plus haut. Le cas de *Gobiocichla wonderi* est particulièrement suggestif à cet égard. Il s'agit d'un petit Cichlidé pétricole hautement spécialisé et qui est relativement commun dans les trous de rochers de Markala. Or un individu a été capturé à Diafarabé même, c'est à dire à 145 kilomètres en aval de son biotope d'origine, hors duquel il avait vraisemblablement été entraîné. Un certain nombre d'espèces signalées comme rares ou très rares dans la liste ci-dessus appartiennent probablement au groupe de celles qui ont besoin de fonds rocheux, sinon pour subsister, du moins pour se reproduire. En effet, dans le delta central du Niger, il existe une grande variété de biotopes à eau courante ou stagnante, avec ou sans végétation et à fonds sableux, argileux ou vaseux, mais les cailloux et les rochers y sont extrêmement rares. Des affleurements de grès sont connus dans le lit mineur du fleuve un peu en amont de Mbouna, juste à l'entrée du lac Débo et en bordure de la zone inondée vers Sendégué. Ces biotopes rocheux, tous situés à l'extrémité nord-est du secteur deltaïque, sont en fait d'étendue très restreinte; ils ne constituent pas des seuils et ne donnent pas lieu à la formation de rapides.

Dans son ensemble, la faune ichthyologique du delta central nigérien doit être considérée comme riche et variée. On peut la com-

<sup>1)</sup> Et non *C. kingsleyae*, comme nous le montrerons dans une révision des *Ctenopoma* d'Afrique occidentale, en préparation.

parer à celle de la Basse Gambie, qui a été bien étudiée par SVENSSON (1933) et JOHNELS (1954), et à celle du bassin du Nil en territoire soudanais, qui a fait l'objet d'une récente mise au point par SANDON (1950). Or en Basse Gambie, 81 espèces seulement ont été signalées dont 19 appartiennent à la faune d'eau saumâtre ou sont des formes marines qui remontent en estuaire. Dans le Nil soudanais, 108 espèces ont été dénombrées, dont une, l'anguille commune, provient de la Méditerranée. Sur les 112 espèces du delta central du Niger, 33 se retrouvent à la fois dans la Basse Gambie et le Nil, 19 dans la Basse Gambie seulement et 33 dans le Nil seulement. Entre Nil et Niger il existe donc plus que des affinités faunistiques puisque 66 espèces, soit environ 60%, sont communes. Toutefois, la mise en place de ce stock commun doit être très ancienne car on constate souvent, entre les populations nigériennes (et probablement celles de toute l'Afrique occidentale) d'une part et les populations nilotiques d'autre part, des différences morphologiques minimales mais significatives. Nous citerons seulement l'exemple des *Alestes dentex*. Dans le delta central du Niger, le nombre de rayons bifurqués à la nageoire anale varie de 18 à 22; la moyenne calculée sur 428 individus est de 19,96, l'écart-type de 0,844, la distribution étant assimilable à une distribution normale. Pour le Nil par contre, BOULENGER donne des nombres variant de 19 à 23 et pour 50 individus, la moyenne est de 20,98, l'écart-type de 0,946. La différence entre ces deux moyennes est hautement significative: elle est supérieure à 7 fois l'écart-type correspondant. Elle ne peut donc pas être due aux hasards de l'échantillonnage. On doit conclure à l'existence de deux sous-espèces, *Alestes dentex dentex* (LINNÉ 1757) et *Alestes dentex sethente* (C. et V. 1849) la première différant de la seconde par un rayon de plus à l'anale. Il est à prévoir que des études biométriques plus précises et plus étendues que celles auxquelles on a procédé jusqu'à présent viendront allonger la liste des sous-espèces que nous avons fait figurer dans le tableau comparatif donné plus haut; ce tableau traduit seulement l'état actuel de nos connaissances et aura probablement à subir des retouches de détail lorsque la Systématique des Poissons d'eau douce africains aura fait de nouveaux progrès.

### 3. PÉRIODE DE REPRODUCTION

Dans le secteur deltaïque, la fraye de la plupart des Poissons a lieu durant une période de l'année bien déterminée et hors de laquelle on ne rencontre aucun individu sexuellement mûr. Cette période de reproduction coïncide à peu près avec la montée des eaux, mais elle peut durer plus ou moins longtemps suivant les espèces.

Chez les *Alestes*, tous les géniteurs, au début de la crue, possèdent des gonades au même degré de maturité. De jeunes alevins d'*Alestes dentex sethente*, mesurant 8 mm de longueur standard ont été récoltés le 5 août; d'autre part, à la décrue, les échantillonnages portant sur des jeunes sont homogènes et les longueurs observées sont distribuées normalement autour de la moyenne. Ceci montre que toutes les pontes sont bien groupées; elles doivent avoir lieu en fin juillet-début août. Chez *Heterotis niloticus*, la période de fraye est plus étalée. Des alevins de 28—39 mm de longueur standard ont été capturés dès le 8 août et des femelles d'ayant pas encore pondu le 18 septembre. Les pontes s'échelonnent donc sur trois mois, de juillet à septembre, mais le maximum de fréquence est en août. Comme les *Heterotis niloticus* déposent leurs oeufs dans des nids construits au milieu des herbes et en eau toujours peu profonde, les frayères ne sont fréquentées que durant quelques semaines, celles du mois de juillet sont localisées dans des zones basses tôt inondées, celles du mois de septembre dans des zones hautes inondées beaucoup plus tardivement. Les *Gymnarchus niloticus*, bien que déposant leurs oeufs dans des nids flottants, se reproduisent dans des conditions assez comparables à celles des *Heterotis*.

Certaines espèces qui frayent normalement aux hautes eaux dans les zones inondées, peuvent aussi effectuer des pontes précoces dans le lit mineur du fleuve. Tel est le cas de *Clarias anguillaris* dont les géniteurs pénètrent en août et septembre dans la plaine pour s'y reproduire, mais dont on a capturé des alevins mesurant de 18 à 34 mm de longueur standard le 24 juin, en bordure d'un banc de sable dans le Niger. C'est également le cas des *Tilapia* dont chaque femelle effectue plusieurs pontes successives à quelques semaines d'intervalle. *Tilapia zilli* par exemple commence à se reproduire dans le lit mineur du fleuve en avril et même en fin mars lorsque des conditions favorables se trouvent réalisées; mais les pontes s'échelonnent sur cinq ou six mois et le pourcentage des femelles ayant des ovules mûrs augmente régulièrement jusqu'en juillet. Les frayères de basses eaux, situées en bordure des bancs de sable, sont doublées par des frayères de hautes eaux situées dans la plaine d'inondation. Les échantillonnages effectués à la décrue sur les jeunes sont rarement homogènes; en les cumulant, on obtient pour les longueurs des courbes de fréquence irrégulières et l'écart entre les tailles minima et maxima est considérable.

Pour toutes les espèces qui se reproduisent à la montée des eaux et sur lesquelles nous possédons des renseignements suffisants, les pontes, qu'elles aient lieu dans le lit mineur, le lit majeur ou la plaine inondée, sont toujours terminées au moment où la crue est étale. Les espèces qui obéissent à un rythme différent et qui se reproduisent

durant la baisse des eaux, restent, jusqu'à plus ample informé, exceptionnelles. Nous ne pouvons en citer que deux en toute certitude: *Microthrissa miri*, dont des alevins mesurant 8 à 15 mm de longueur standard ont été récoltés le 11 décembre à Diafarabé, et *Barilius niloticus* dont des alevins mesurant de 9 à 10 mm ont été récoltés le 2 janvier également à Diafarabé.

Il est certain que la reproduction des Poissons est sous le contrôle de glandes endocrines, notamment de l'hypophyse, et que la température de l'eau joue un rôle de stimulant. Toutefois, si une certaine température est nécessaire pour que les gonades arrivent à mûrir leurs produits, d'autres facteurs, peut-être d'ordre trophique, exercent une action non moins importante. Le fait est bien mis en évidence dans le cas des *Tilapia zilli*; les individus qui se trouvent dans le lit mineur du fleuve commencent à se reproduire en avril, alors que ceux qui se trouvent dans des mares n'ont pas encore commencé en juin, ainsi qu'il apparait dans le tableau suivant:

Mois	% de femelles ayant des ovules mûrs	
	fleuve	mares
Novembre—Mars	0 %	0 %
Avril	31	0
Mai	57	0
Juin	—	0
Juillet	97	—

Les poissons du secteur deltaïque, à part quelques rares exceptions comme *Microthrissa miri* et *Barilius niloticus* signalées plus haut, présentent une adaptation de fait à la reproduction en eaux chaudes, puisque durant la période des pontes la température moyenne ne descend pas au dessous de 28°. Il en résulte que les durées d'incubation sont remarquablement courtes et le développement des alevins rapide. Nous signalerons pour terminer que les espèces qui déposent leurs oeufs dans des eaux peu profondes et non courantes les placent dans des conditions telles que les embryons subissent des variations de température importantes au cours de leur organogénèse. Suivant les heures de la journée, on a noté en mai, dans un nid de *Tilapia zilli* des températures variant de 26°2 à 31° et en août, dans un nid d'*Heterotis niloticus*, des températures variant de 28° à 33°2, soit des écarts de l'ordre de 5° entre le matin et l'après-midi.

#### 4. MIGRATIONS

Beaucoup de poissons du secteur deltaïque effectuent des déplacements saisonniers: ce sont des migrateurs holobiotiques potamiques, aucun n'allant jusqu'à la mer qui est d'ailleurs à plus de 2500 km. D'un point de vue purement descriptif, on peut distinguer des migrations longitudinales, dans le lit mineur du fleuve, soit en remontant le courant, migrations anadromes, soit en le descendant, migrations catadromes, et des migrations latérales, du lit mineur vers le lit majeur ou la plaine d'inondation à la crue et en sens inverse à la décrue. Le même poisson peut effectuer successivement une migration longitudinale et une migration latérale, comme nous en verrons des exemples plus loin.

Les migrations anadromes sont les mieux connues; elles se poursuivent en effet en amont du secteur deltaïque, jusqu'au barrage de Markala, lequel est muni d'une passe à poissons, fonctionnant à la montée et à la baisse des eaux, où les observations sont particulièrement faciles. *Gnathonemus senegalensis elongatus*, par exemple, remonte dans la passe au mois d'août; il s'agit d'adultes sexuellement mûrs. A la même époque, vers Diarafabé, cette espèce qui ne se trouvait pas dans le lit mineur du fleuve aux basses eaux, y fait son apparition venant de l'aval. Les *Gnathonemus* remontent le courant jusqu'à ce qu'ils aient trouvé un endroit propice pour rentrer dans le lit majeur ou la plaine; ils suivent ensuite le sens d'écoulement de l'eau pour arriver jusque sur les lieux de ponte. La migration anadrome est donc suivie d'une migration latérale.

Cependant, toutes les migrations anadromes que l'on peut observer à la montée des eaux, ne sont pas le fait de géniteurs en quête de frayères. Toujours au mois d'août, on voit dans la passe à poissons de Markala des individus immatures remonter en même temps que des adultes sexuellement mûrs, et aussi des *Barilius niloticus* qui ne sont pas, eux, en période de reproduction. D'ailleurs les migrations anadromes de décrue, beaucoup plus importantes que celles de crue par le nombre de poissons qui y participent, n'ont certainement rien à voir avec la fraye. Les plus connues sont celles d'*Alestes leuciscus*; elles s'effectuent par bancs successifs dont la formation et la marche dépendent étroitement de la lunaison. On remarquera à ce propos que le fait n'a rien d'extraordinaire; un certain nombre de poissons tropicaux, appartenant à des groupes variés, ne manifestent d'activité migratrice qu'à des périodes bien déterminées du cycle lunaire. Ce phénomène a été récemment mis en évidence au Cambodge par BLACHE et GOOSSENS (1954), qui ont montré en outre que des troubles atmosphériques (chutes de pression barométriques et orages) semblaient perturber la marche des migrateurs. En tous cas, les façons de réagir

aux influences sidérales et météorologiques sont purement spécifiques. C'est ainsi que les *Alestes nurse* ne manifestent aucunement la même sensibilité au rythme lunaire que les *Alestes leuciscus*, de sorte que ces deux espèces voisines ne se trouvent qu'accidentellement mélangées au cours de leurs migrations.

De nombreux carnassiers suivent les bancs d'*Alestes leuciscus* au dépend desquels ils se nourrissent pendant une bonne partie de l'année; par conséquent, ils effectuent la même migration anadrome que leurs proies. Parmi les autres poissons qui remontent le courant à la décrue, citons encore *Labeo senegalensis* qui se déplace en bancs. WELMAN (1948) a signalé qu'en Nigéria *Barbus occidentalis* effectue au moment de la montée des eaux une migration anadrome de reproduction. Dans le secteur deltaïque, il semble au contraire que cette espèce remonte le courant à la décrue, c'est à dire pendant la période de repos sexuel; on en voit franchissant la passe à poissons de Markala en décembre.

Certaines de ces migrations anadromes impliquent de longs parcours. Nous avons suivi la marche d'un banc d'*Alestes leuciscus* depuis Kouakourou jusqu'à la limite amont de la zone d'inondation, soit sur environ 125 km; il n'est pas douteux qu'une partie au moins des poissons venant de Kouakourou ait remonté jusqu'à Markala, soit environ 215 km. Il est probable que la plupart des migrateurs ne parcourent que des distances plus faibles, mais il en est qui doivent aller du lac Débo à Markala, ce qui représente 400 km. Quant aux migrations catadromes, nous ne pouvons encore faire état d'aucune observation constituant une preuve formelle de leur existence; il serait cependant difficile de ne pas en admettre la réalité, ne fut-ce qu'en contre-partie des migrations anadromes.

Toutes les migrations longitudinales sont arrêtées durant la période d'étiage; elles reprennent dès que les eaux commencent à monter. La plupart des poissons paraissent extrêmement sensibles aux variations de niveau, dans un sens ou dans l'autre. Il suffit d'une remontée accidentelle de quelques centimètres à la décrue pour arrêter la progression d'un banc d'*Alestes leuciscus*. Les pêcheurs indigènes sont d'ailleurs unanimes à reconnaître que toute perturbation dans la montée ou la baisse régulière des eaux influe grandement sur la marche des migrateurs qu'ils capturent avec leurs engins. Mais le mécanisme même des migrations longitudinales et leur déterminisme, certainement complexes et liés pour chaque espèce à un rythme interne autant qu'aux facteurs externes, nous échappent.

Les migrations latérales sont le fait soit d'adultes en quête de lieux de ponte ou de nourriture, soit d'alevins ou de jeunes en quête d'espace vital. Les poissons de grande taille s'éloignent peu des endroits profonds, lit mineur, mares permanentes, „marigots” et

dépressions noyées sous plusieurs mètres d'eau. Il n'y a d'exceptions que pour la ponte elle-même; on voit alors des *Clarias anguillaris* et des *Heterotis niloticus* s'engager dans des passages où il n'y a pas plus de 20 centimètres d'eau. Au contraire, les alevins et les espèces de petite taille n'ont pas besoin en général d'une grande profondeur; les eaux non courantes, bien abritées et tranquilles où le plancton se développe abondamment, leur conviennent. Aussi, au maximum de la crue, toute la zone inondée se trouve peuplée de poissons. A la décrue, tous ne partent pas simultanément. Les *Alestes* quittent la plaine dès que le niveau des eaux commence à baisser et en saison sèche on n'en trouve pratiquement pas dans les mares de rétention. Au contraire les *Clarias anguillaris* et les *Polypterus senegalus senegalus* partent les derniers et beaucoup se laissent même surprendre dans des bas-fonds dont ils ne peuvent plus s'échapper; ils finissent par mourir d'asphyxie lorsque le milieu s'assèche complètement; seuls ceux qui ont réussi à gagner des emplacements de mares permanentes peuvent survivre jusqu'à la crue suivante.

En définitive, par les migrations latérales, la population de poissons occupe toutes les eaux disponibles et en utilise au mieux les ressources alimentaires. Elle se disperse au maximum pendant la crue puis se regroupe et se concentre pendant la décrue. On se fera une idée des variations de densité de peuplement qui en résultent si l'on se rappelle que dans le lit mineur du fleuve le niveau monte d'environ 6 mètres au dessus de l'étiage et que la superficie inondée atteint 17.000 km<sup>2</sup>. Par rapport à l'ensemble de la population ichthyologique, les mouvements de migrations latérales pourraient être comparés au flux et au reflux d'une marée qui recouvrirait régulièrement chaque année le secteur deltaïque.

## 5. ARRÊTS DE CROISSANCE

Un arrêt de croissance prolongé se traduit sur les écailles des poissons par un *annulus*, c'est à dire une ligne de discontinuité dans l'ornementation superficielle entre la région de l'écaille formée avant l'arrêt de croissance et la région formée après. Dans le secteur deltaïque, des *annuli* de ce type sont fréquents; toujours d'une netteté parfaite chez les Characiniformes, ils existent aussi plus ou moins faciles à repérer chez les autres groupes de poissons à écailles. On les a observé chez des carnivores: *Polypterus*, *Hydrocyon*, *Lates*, *Gymnarchus*, *Parophiocephalus*; des herbivores: *Distichodus*, *Tilapia zilli*; des limnivores: *Citharinus*; des insectivores: *Ctenopoma*, divers Mormyridés; des planctonophages: *Tilapia galilaea*, *T. nilotica*, *Labeo senegalensis*; des poissons à régime mixte, insectivores-grani-

vores: *Alestes*, etc. . . . Tous ces poissons subissent donc des arrêts de croissance linéaire, et le phénomène atteint certainement toutes les espèces qui vivent plus d'un an, même celles qui sont dépourvues d'écailles et chez lesquelles il est plus difficile de le mettre en évidence.

Théoriquement, tous les échantillonnages effectués durant la période où la croissance est suspendue, devraient donner, pour une population homogène, des longueurs moyennes ne différant entre elles que de quantités inférieures à celles que l'on est en droit d'attendre de l'effet du hasard. Des mesures échelonnées durant une année devraient donc faire apparaître la ou les saisons durant lesquelles la croissance linéaire s'arrête. Malheureusement, lorsqu'il s'agit de populations réparties sur une vaste étendue, l'expérience montre qu'il est rare de pouvoir prélever tous les échantillons sur un même groupe d'individus et de façon toujours identique. Les tests d'homogénéité classiques et notamment la méthode dite analyse de la variance ne peuvent donc pas servir à mettre en évidence le phénomène qui nous intéresse. Malgré tout la comparaison des longueurs standard moyennes calculées sur des échantillons prélevés entre le début de la décrue et la fin des basses eaux, est assez démonstrative. On trouvera ci-dessous quelques chiffres relatifs à des *Alestes* de première année, sans distinction de sexe.

Date et lieu d'échantillonnage	Effectif	Long.st.moyenne
<i>Alestes leuciscus</i>		
30-XII-1950, Ké près Macina	411	64,5 mm
25, 26-II-1950, Diafarabé	438	66,9
5-VII-1950, Diafarabé	825	65,7
<i>Alestes nurse</i>		
9, 10-XI-1950, Ouana	404	104,5 mm
4, 5-I-1951, Markala	490	108,6
13, 14-VI-1951, Diafarabé	434	109,5
<i>Alestes dentex sethente</i>		
8, 9-XI-1950, Ouana	404	128,4 mm
12-V-1951, Diafarabé	425	128,7

Que la croissance linéaire soit arrêtée dès le début de la décrue ou qu'elle se poursuive encore un peu au delà, elle est de toute façon nulle durant la période des basses eaux. Elle reprendrait aux eaux moyennes de crue. On a constaté le début de la formation d'une nouvelle zone de croissance sur des écailles de *Tilapia zilli* à partir de

juillet. On peut donc conclure d'une façon schématique à la double égalité:

période de hautes eaux = période de croissance active  
 période de basses eaux = période de croissance arrêtée

Pour certaines espèces, l'arrêt de croissance est aggravé d'une perte de poids assez considérable. Chez *Alestes leuciscus*, le coefficient de condition  $K = 10^5 P/L^3$ , P étant le poids en grammes et L la longueur standard en millimètres, varie de 2,73 en novembre à 1,88 en juillet. Corrélativement, la teneur en huile extractible par simple ébullition en milieu aqueux, et qui atteignait le chiffre énorme de 27 % du poids frais en novembre, tombe à 5 % en juillet. Ces valeurs calculées pour l'ensemble de la population de première année, montrent que les *Alestes leuciscus* subissent à la baisse des eaux une crise qui serait probablement fatale à l'espèce si celle-ci, par un processus adaptatif, n'avait acquis la possibilité d'accumuler rapidement pendant la crue d'importantes réserves adipeuses.

Les *Tilapia zilli* adultes perdent également 10 à 11 % de leur poids pendant les basses eaux, mais l'allure du phénomène n'est pas la même suivant qu'il s'agit d'individus qui se trouvent dans le lit mi-

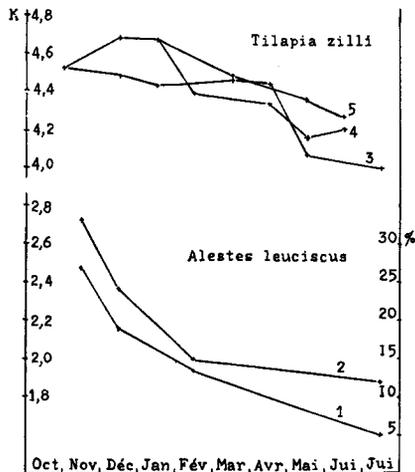


Fig. 4.

1, variations de la teneur en huile, en % du poids frais (chiffres à droite) chez *Alestes leuciscus*. — 2, variations du coefficient de condition (chiffres à gauche) chez *Alestes leuciscus*. — 3, id. chez *Tilapia zilli* dans le fleuve. — 4, id. chez *Tilapia zilli* dans des mares pauvres. — 5, id. chez *Tilapia zilli* dans une mare un peu plus riche.

neur dès le début de la décrue, ou d'individus qui restent dans la plaine le plus longtemps possible et passent la saison sèche dans des mares de rétention. Dans le fleuve, le coefficient de condition reste compris entre 4,5 et 4,4 de décembre à avril, puis il descend brusquement en mai, probablement par suite des fatigues de la fraye, et n'est plus que de 4,0 en juillet. Dans la plaine, le coefficient de condition augmente jusqu'en décembre—janvier, par suite de la formation de réserves adipeuses, et atteint presque 4,7. Il diminue ensuite, plus ou moins vite suivant la richesse des mares, et atteint 4,2 en mai—juin.

La quantité et la qualité de la nourriture disponible joue certainement un rôle primordial dans les phénomènes d'arrêt de croissance et d'amaigrissement. En ce qui concerne les *Alestes*, il n'est pas douteux que la période des hautes eaux est également celle d'une alimentation riche et copieuse: on trouve les estomacs constamment bourrés de graines et d'insectes. Au contraire à partir de la décrue, les tubes digestifs restent vides ou ne contiennent qu'un peu de phytoplancton. De leur côté les *Tilapia zilli* ne trouvent à manger des herbes en abondance que durant les hautes eaux; c'est cette nourriture uniquement composée de végétaux supérieurs, qui permet aux individus restant dans la plaine, puis dans le lit majeur, jusqu'en décembre—janvier, d'arriver à un état d'adiposité extrême, le coefficient de condition étant voisin de 4,7. Dans le fleuve, l'alimentation est moins riche; elle comprend surtout du phytoplancton et rarement des végétaux supérieurs. Dans les mares elle est franchement mauvaise; les contenus stomacaux ne se composent que d'un peu de phytoplancton dans beaucoup de terre ou de vase.

Toutefois, la nourriture n'est pas seule en cause, car des espèces limivores comme les *Citharinus* ou carnivores comme les *Hydrocyon*, subissent également des arrêts de croissance, bien qu'elles aient à leur disposition, en toute saison, les aliments qui leur conviennent en quantité suffisante. Or, dans le secteur deltaïque, la température moyenne de l'eau, qui reste supérieure à 28° pendant les hautes eaux, descend rapidement à peu près à l'époque de la décrue. L'écart entre le maximum et le minimum des températures moyennes dépasse 8° et pourrait suffire à bloquer la croissance; mais celle-ci devrait alors reprendre lorsque la température remonte, c'est à dire au mois de mai. Jusqu'à présent, aucune observation ne permet de conclure à une reprise de croissance aussi précoce.

Etant donné la pauvreté des eaux en substances minérales, on ne peut éliminer a priori l'hypothèse qu'une substance indispensable pour la croissance normale des poissons fasse défaut à une certaine période de l'année. Il est possible également que la trop forte densité de peuplement qui résulte de la diminution du volume d'eau disponible à la décrue, ait un effet inhibiteur sur la croissance, effet d'autant

plus marqué qu'il s'agit d'un milieu à capacité biogénique faible. Il y a réellement over-stocking aux basses eaux, malgré la pêche qui retire chaque année une quantité de poisson que l'on peut estimer, en l'absence de données statistiques précises, à 40.000 tonnes.

Mais en fait, le problème doit être considéré d'un point de vue plus général et en même temps que tous ceux qui lui sont connexes. La faune ichthyologique du secteur deltaïque doit faire face durant la décrue et les basses eaux à des conditions de vie de plus en plus difficiles à mesure que la saison s'avance. L'assèchement de la zone d'inondation entraîne une mortalité considérable chez les jeunes et les petites espèces qui se laissent surprendre par la baisse des eaux avant d'avoir pu rejoindre le lit mineur du fleuve ou les emplacements de mares permanentes. Dans ces dernières, au fur et à mesure que le niveau baisse et que le volume d'eau diminue, une sélection sévère élimine les moins adaptés. Il n'est pas rare de capturer en fin de saison sèche des individus d'une maigreur extrême et, si le niveau baisse de trop, la plupart des espèces disparaissent à l'exception des *Polypteridae* et des *Clariidae*. Dans le lit mineur du fleuve également, les basses eaux constituent une période critique: diminution de la nourriture en quantité et en qualité, variations de température, pauvreté des eaux en substances minérales, trop fortes densités de peuplement, tels sont les principaux facteurs défavorables auxquels les poissons se montrent plus ou moins sensibles. Pour chaque espèce, le problème est donc de subsister jusqu'à la crue suivante, grâce à des réactions d'ordre adaptatif, dont les plus générales sont les migrations, l'arrêt de croissance, l'absence de reproduction et l'utilisation de réserves accumulées pendant les hautes eaux.

Certaines espèces sont même arrivées dans cette voie à des solutions tout à fait originales qui rappellent l'anhydrobiose. *Protopterus annectens*, par exemple, sans chercher à éviter les conséquences du retrait des eaux par une migration latérale, s'enfonce sur place dans le sol encore humide et y attend, à l'état de vie ralentie, la saison des pluies suivante. Ceci lui est possible grâce à sa faculté de s'enfermer dans un cocon parcheminé qui réduit au minimum les risques de déshydratation et grâce à ses poumons capables de respiration aérienne. Dans la région de Diafarabé, *Protopterus annectens* peut rester enkysté huit mois sur douze; on ne le trouve jamais ni dans le fleuve ni dans les mares en saison sèche. Le Cyprinodontidé que nous avons déterminé *Aphyosemion walkeri* ne se rencontre, lui aussi, que quelques mois de l'année dans la région de Diafarabé. Il apparaît dans les mêmes biotopes que le Protoptère, c'est à dire dans de petites mares d'eau de pluie qui ne sont pas encore atteintes par les eaux de la crue. Nos observations ne laissent aucun doute sur le fait qu'il s'agit d'oeufs pondus l'année précédente, avant le retrait des eaux, ayant

passé la saison sèche dans le sol et qui ont éclos après les pluies. Ces *Aphyosemion walkeri* seraient donc à rapporter au genre *Notobranchius* et doivent être étroitement apparentés au *Notobranchius gambiensis* (SVENSSON) qui présente les mêmes particularités biologiques dans la zone d'inondation de la Basse Gambie.

Que toutes ces réactions adaptatives au régime d'inondation annuelle dépendent dans une certaine mesure de facteurs internes nous est suggéré par deux observations curieuses concernant l'une *Barbus gambiensis* (= *B. deserti*), l'autre *Protopterus annectens*. JOHNELS (1952) a signalé que des *Barbus gambiensis* rapportés en Suède au mois de novembre et conservés en aquarium dans des conditions aussi constantes que possible, ont néanmoins présenté des arrêts de croissance durant les étés suivants, exactement comme leurs congénères restés en Gambie. Le phénomène ne peut être du qu'à un facteur intrinsèque, caractéristique sinon de l'espèce, du moins de la population dont provenaient les individus observés. Par ailleurs BLANC, d'AUBENTON et PLESSIS (1955) ont constaté qu'un *Protopterus annectens*, ramené de Diafarabé à Paris au mois de septembre et lui aussi conservé en milieu pratiquement invariable, montra en février des signes manifestes de transformation physiologique<sup>1)</sup> nécessitant l'enkystement. Que ceci se soit produit au mois de février alors que l'individu en question, resté dans son pays d'origine, se serait enkysté un peu plus tôt, probablement en décembre, ne change rien quant aux conclusions que l'on peut tirer de cette observation, à savoir que le déterminisme de l'enkystement n'est pas du simplement à l'action du milieu. Il resterait à savoir si ces facteurs internes se transmettent intacts ou atténués aux générations suivantes ou s'ils disparaissent totalement. Il y a là un champ de recherches expérimentales qui nécessiteront des observations multiples et prolongées mais dont les résultats pourraient présenter un gros intérêt du point de vue des théories de l'évolution et de la transmission des caractères acquis.

## 6. COURBES DE CROISSANCE

Le fait que dans le secteur deltaïque les pontes aient lieu à une époque fixe de l'année et que les écailles portent des *annuli* annuels, permet d'évaluer assez facilement l'âge des poissons. On constate que celui-ci est rarement élevé. Les espèces de petite taille ne doivent qu'exceptionnellement dépasser deux ans. Sur des milliers d'*Alestes leuciscus* examinés, nous n'en avons trouvé qu'un très petit nombre

---

<sup>1)</sup> Des phénomènes analogues avaient déjà été signalés par BARBOUR (1941), voir JOHNELS et SVENSSON, 1954, p. 143.

dans leur seconde année et aucun de troisième année. Parmi les autres espèces étudiées à ce point de vue, nous avons trouvé comme âge maximum: cinquième année pour *Alestes nurse*, sixième année pour *Tilapia zilli* et *Alestes macrolepidotus*, septième année pour *Alestes dentex sethente* et *A. baremoze*. Il s'agit là de poissons de taille moyenne, ne dépassant pas 40 cm de longueur standard. Les *Lates niloticus*, qui atteignent dans la région considérée ici une longueur standard de 1,50 m, ne dépasseraient pas vingt ans. D'une façon générale, le taux de métabolisme est plus élevé en pays tropical qu'en pays tempéré, ce qui se traduit par une durée de vie plus courte, une croissance plus rapide et une maturité sexuelle plus précoce.

Les courbes de croissance concernant l'ensemble d'une espèce dans les conditions naturelles, n'ont encore été déterminées que dans un petit nombre de cas. Mais quelques considérations d'ordre général peuvent déjà être dégagées des résultats obtenus. La croissance des mâles est souvent différente de celle des femelles; suivant les genres, les premiers ont une croissance plus rapide ou au contraire plus lente et atteignent des tailles maxima plus élevées ou plus faibles. Chez les *Alestes*, les mâles sont toujours plus petits que les femelles, c'est l'inverse chez les *Tilapia zilli*, ainsi qu'il apparait dans le tableau suivant:

	Longueur standard maxima observée	
	mâles	femelles
<i>Alestes leuciscus</i>	89 mm	97 mm
<i>Alestes dentex sethente</i>	332 mm	362 mm
<i>Alestes baremoze</i>	252 mm	272 mm
<i>Tilapia zilli</i>	250 mm	230 mm

A âge égal, les longueurs moyennes diffèrent aussi suivant les sexes. Lorsque la maturité sexuelle est normalement atteinte la première année, l'écart est déjà notable à la fin de la première période de croissance. Ainsi chez les *Alestes leuciscus*, on trouve comme longueur standard moyenne 63,4 mm pour les mâles et 67,2 mm pour les femelles. Lorsque la maturité sexuelle n'est atteinte que la seconde année, l'écart n'est pas notable au bout de la première période de croissance; il le devient seulement au bout de la seconde. C'est le cas des *Alestes dentex sethente*, des *A. baremoze* et aussi des *Tilapia zilli* bien qu'un certain nombre d'individus de cette dernière espèce soient déjà aptes à se reproduire au bout d'un an. Par la suite les différences vont en s'accroissant au fur et à mesure que l'âge augmente, comme on le voit dans le tableau suivant:

	Longueurs standard moyennes en mm.					
	A. dentex sethente		A. baremoze		Tilapia zilli	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1ere année	128,7		78,7		95,2	95,3
2eme année	201,8	207,9	177,3	182,3	157,9	150,4
3eme année	235,2	246,5	198,0	208,4	190,6	179,0
4eme année	253,7	276,5	210,3	223,6	207,4	191,3
5eme année	267,5	294,0	218,6	234,4	214,2	205,6
6eme année	285,7	315,4	226,6	243,0		

Si l'on porte les longueurs moyennes correspondant aux différents âges, sur un diagramme en coordonnées logarithmiques, on constate que pour chaque espèce et chaque sexe les points sont alignés à partir de trois ans. Mais ces droites ont des pentes nettement plus faibles que celles qui joignent les points correspondants de un et deux ans. Ceci veut dire que la croissance est plus lente chez les adultes que chez les immatures. On ne peut donc représenter la croissance par une seule formule; il est nécessaire d'en utiliser deux de la forme

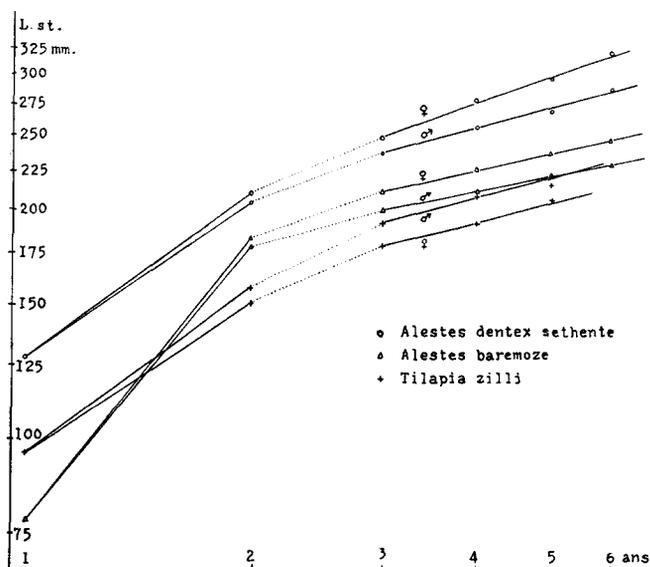


Fig. 5.

Courbes de croissance en coordonnées logarithmiques d'*Alestes dentex sethente*, d'*Alestes baremoze* et de *Tilapia zilli*.

Long.st. =  $A \times N^k$ , l'une valable pour  $N = 1$  et 2 ans, l'autre pour  $N = 3, 4, \dots$  ans. Ainsi, pour *Alestes dentex sethente*, on pourra représenter la croissance par les formules:

$L = 128,7 \times N^{0,649}$  ( $N = 1, 2$ ) et  $L = 175 \times N^{0,268}$  ( $N = 3, 4 \dots$ )  
pour les mâles.

$L = 128,7 \times N^{0,692}$  ( $N = 1, 2$ ) et  $L = 163 \times N^{0,370}$  ( $N = 3, 4 \dots$ )  
pour les femelles.

## 7. ADAPTATIONS RESPIRATOIRES

Les adaptations d'organes à rôle respiratoire que l'on peut observer chez les poissons du delta central nigérien sont les unes transitoires (structures juvéniles, au moins fonctionnellement), les autres permanentes (structures adultes). Parmi les premières, le cas le plus simple est celui des filaments branchiaux des jeunes *Heterotis* et *Gymnarchus niloticus*, qui dépassent longuement à l'extérieur de la cavité branchiale. Les alevins qui présentent ces filaments sont relativement volumineux à l'éclosion puisque les oeufs ont un diamètre de 2,5 mm chez *Heterotis* et 9—10 mm chez *Gymnarchus*; ces oeufs sont déposés en eau stagnante, dans des nids bien abrités au milieu des herbes mais non ombragés, où la température de l'eau peut facilement dépasser 33° dans la journée; aussi est-il vraisemblable que les alevins avant de pouvoir nager normalement, se trouvent exposés à souffrir de taux d'oxygène dissous assez bas. Ces filaments branchiaux régressent d'ailleurs assez vite et reprennent des dimensions normales, c'est à dire ne sont plus visibles extérieurement, lorsque les jeunes poissons quittent leur nid. Il s'agit donc bien de structures juvéniles qui doivent faciliter la respiration à un stade du développement où des branchies de type habituel risqueraient d'être insuffisantes.

Les jeunes *Polypterus* possèdent une véritable branchie externe, adventice sur l'opercule, et composée d'un axe charnu portant sur les bords une frange de filaments. Cette branchie apparaît très tôt au cours de l'organogenèse, avant l'ouverture des fentes branchiales embryonnaires. Elle cesse d'être fonctionnelle, régresse et disparaît totalement au cours de la première année; on n'en trouve même plus trace chez l'adulte. Cette régression n'est pas directement liée à la taille du poisson comme on l'avait supposé autrefois. A Diarafabé, de jeunes *Polypterus senegalus senegalus* de 38 à 45 mm de longueur standard, capturés le 13 décembre, montrent déjà des branchies externes en régression très avancée, alors que d'autres de 49 à 73 mm, capturés le 25 novembre en ont encore de bien développées. En fait, la régression débute avec la décrue; elle est achevée aux basses eaux. Au mois de mars, les jeunes *Polypterus senegalus*, quelle que soit leur taille,

ne montrent plus aucune trace de branchies externes. Les mêmes phénomènes s'observent chez *Polypterus bichir lapradei* et *P. endlicheri endlicheri*, mais les jeunes de ces deux dernières espèces atteignent à âge égal des tailles très supérieures à celles des *P. senegalus senegalus*, de sorte que l'on peut rencontrer des individus mesurant jusqu'à 250 mm de longueur standard et portant des branchies externes bien développées. Il serait cependant inexact de conclure que la disparition de ces organes juvéniles, parce qu'elle se produit en même temps que l'arrêt de croissance, procède des mêmes causes, car on l'observe chez tous les *Polypteridae*, quels que soient le milieu et la région où ils vivent, et non seulement chez ceux du secteur deltaïque.

Les jeunes *Protopterus annectens* possèdent aussi de véritables branchies externes, au nombre de quatre, puis trois, comme les têtards d'Amphibiens. Chez des jeunes de 35 mm de longueur totale, au début de septembre, les filaments sont bien développés; ils sont nettement en régression chez d'autres mesurant de 40 à 52 mm et capturés en fin novembre. Il y aurait donc analogie avec les faits signalés précédemment au sujet des Polyptères; mais chez les Protoptères, les filaments seuls disparaissent et les axes charnus qui les portaient subsistent encore après le premier enkystement. Des adultes de grande taille, certainement âgés de plusieurs années, les possèdent encore. Naturellement, ces vestiges de branchies externes juvéniles ne sont plus fonctionnels.

Parmi les adaptations respiratoires permanentes, la plus remarquable est celle de la vessie aérienne de *Protopterus annectens*. Cet organe est en fait transformé en un véritable poumon, capable d'assurer une respiration strictement aérienne pendant toute la saison sèche; il s'agit donc là d'une adaptation parfaite à la vie dans une région tour à tour inondée et asséchée. Les *Polypterus* possèdent aussi une vessie aérienne susceptible d'absorber l'oxygène de l'air, mais moins spécialisée anatomiquement et histologiquement que celle des *Protopterus*; elle ne peut que supplémer dans une certaine mesure la respiration branchiale aquatique. En effet, si *Polypterus senegalus senegalus* peut vivre encore dans la boue liquide des fonds de mare en voie d'assèchement, il ne semble pas capable de mener une vie proprement aérienne. Les *Clariidae*, *Clarias* et *Heterobranchus*, possèdent un organe respiratoire accessoire d'une efficacité supérieure; il se présente sous la forme d'arborescences, rappelant un chou-fleur et logées dans une cavité au dessus des branchies. Le sang s'y oxygène à partir de l'air atmosphérique. Les *Clarias* peuvent se passer d'eau pendant un laps de temps assez long, soit qu'ils s'enfoncent dans la boue ou la terre humide des fonds de mare asséchés, soit qu'ils se déplacent sur le sol pour passer d'un point d'eau à un autre. Enfin, signalons que *Ctenopoma petherici* possède un organe respiratoire

accessoire formé d'une lamelle plissée et comme tuyautée, logée dans une cavité suprabranchiale, et que *Parophiocephalus obscurus* possède seulement une cavité suprabranchiale. Les structures de ces organes sont assez différentes, mais la convergence est telle que les *Anabantidae* et les *Ophiocephalidae* ont longtemps été réunis dans le groupe artificiel des *Labyrinthidae*. *Ctenopoma petherici* et *Parophiocephalus obscurus* appartiennent à la faune caractéristique des mares. Il semble bien que leurs organes suprabranchiaux, comme celui des *Clariidae* et comme la vessie aérienne des *Polypterus*, représentent des palliatifs divers et plus ou moins heureux aux dangers d'asphyxie dans les eaux tropicales stagnantes. Il resterait à démontrer dans quelle mesure ils sont efficaces, compte tenu de la capacité de fixation de l'oxygène par les pigments respiratoires du sang.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le delta central nigérien ou secteur deltaïque de la zone d'inondation du Niger moyen, est situé dans une région à climat tropical soudanien, caractérisé par une longue saison sèche et une saison des pluies assez courte. L'influence des pluies locales est négligeable sur la crue annuelle du fleuve; celle-ci est due uniquement aux précipitations sur le bassin versant du Haut Niger et de ses affluents. Au mois d'octobre, le secteur deltaïque est recouvert par une nappe d'eau de 17.000 km<sup>2</sup>, soit la moitié du lac Tanganika en superficie. Au mois de mai, il ne reste que quelques mares et le fleuve, sans profondeur, a un débit 25 fois moins important qu'en période de crue. Les eaux sont très peu minéralisées, pauvres au point de vue biogénique. Cependant la faune ichthyologique y est riche et variée, comparable à celle du bassin du Nil; elle présente des particularités biologiques remarquables et qui sont autant d'adaptations aux conditions de vie difficiles que les poissons subissent pendant la période des basses eaux.

1) A part de rares exceptions, la reproduction débute en fin de saison sèche (*Tilapia zilli*) ou le plus fréquemment aux eaux moyennes de crue; elle est terminée au début de la décrue.

2) Beaucoup d'espèces effectuent des migrations saisonnières, soit longitudinales, dans le lit mineur du fleuve, soit latérales, du lit mineur vers le lit majeur ou la plaine d'inondation et vice versa. Les migrations anadromes sont surtout bien connues: la plupart n'ont rien à voir avec la reproduction; leur déterminisme complexe n'apparaît pas clairement.

3) Tous les poissons subissent un arrêt de croissance annuel durant la période des basses eaux; pour certains même il y a perte de poids. *Protopterus annectens* passe la période difficile des basses eaux

enkysté; *Aphyosemion (Nothobranchius) walkeri* pond des oeufs durables qui supportent une dessiccation prolongée du milieu où ils ont été déposés.

4) Les courbes de croissance des populations naturelles montrent que mâles et femelles obéissent souvent à des lois de croissance différentes. Dans les cas étudiés, la croissance est considérablement ralentie à partir de la maturité sexuelle.

5) Nombre d'espèces présentent des adaptations respiratoires, soit juvéniles: filaments branchiaux prolongés (*Heterotis*, *Gymnarchus*), ou véritables branchies externes (*Protopterus*, *Polypterus*); soit adultes: poumon (*Protopterus*), vessie aérienne respiratoire (*Polypterus*), organes respiratoires accessoires suprabranchiaux (*Clariidae*, *Ctenopoma*, *Paraphiocephalus*).

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLACHE, J. et GOOSSENS, J. - 1954 - Monographie piscicole d'une zone de pêche au Cambodge, *Cybiurn*, 8, 49 p., 9 pl.
- BLANC, M., DAGET, J. et D'AUBENTON, F. - 1955 - Recherches hydrobiologiques dans le bassin du Moyen Niger, *Bull. IFAN*, XVII, 3, 679—754, 29 fig., 8 pl.
- BLANC, M., D'AUBENTON, F. et PLESSIS, Y. - 1955 - Note préliminaire sur l'enkystement de *Protopterus annectens* (OWEN 1839), *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, XXVII, 3, 193—195.
- DAGET, J. - 1952 - Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*, *Bull. IFAN*, XIV, I, 191—225, 8 fig.
- 1954 - Les Poissons du Niger supérieur, *Mémoires IFAN*, Dakar, 36, 391 p., 141 fig.
- 1956 - Recherches sur *Tilapia zilli* (GERV.), *Bull. IFAN*, XVIII, sér. A, 1, 165—223, 8 fig.
- GRAS, R. - 1956 - Contribution à l'étude des *Alestes dentex* du Niger supérieur, *Bull. IFAN*, XVIII, sér. A, 2, 532—538, 1 fig.
- JOHNELS, A. G. - 1954 - Notes on fishes from the Gambia River, *Ark. f. Zool.*, VI, 17, 327—411, 19 fig.
- JOHNELS, A. G. et SVENSSON, G. S. O. - 1954 - On the biology of *Protopterus annectens* (OWEN), *Ark. f. Zool.*, VII, 7, 131—164, 13 fig.
- SANDON, H. - 1950 - An illustrated guide to the freshwater fishes of the Sudan, *Sudan Notes and Records*, 25, 61 p., 14 pl.
- SVENSSON, G. S. O. - 1933 - Freshwater fishes from the Gambia River, *Kungl. Sv. Vet. Handl.*, 12, 3, 102 p., 28 fig., 8 pl.
- WELMAN, H. - 1948 - Preliminary survey of the freshwater fisheries of Nigeria Lagos, 71 p., 11 pl.